Nov., 1994

狭翅雏蝗的呼吸代谢及其种群的 呼吸能量消耗*

邱星辉 李鸿昌

杨宗贵

(中国科学院动物研究所,北京 100080)

(中国科学院植物研究所,北京 100044)

编要 本文用红外 CO, 气体分析仪测定了狭翅雏蝗 Chorthippus dubius (Zub.) 的呼吸代谢,讨论了狭翅雏蝗的呼吸代谢与温度、光暗条件及体重的关系。根据测定结果外推到野外自然种群,估出内蒙古草原三种植物群落中狭翅雏蝗种群的呼吸能量消耗。

关键词 狭翅雏蝗 呼吸代谢 种群呼吸能量消耗

呼吸代谢是昆虫最基本的生命特征之一,也是昆虫生态能量学研究的重要内容。自Lavoisier (1778) 首次对动物呼吸进行定量研究以来 (Brody, 1945), 呼吸代谢的研究吸引了许多学者,在早期的能量学研究中,呼吸能量消耗的测定占有重要地位 (Wiegert & Petersen, 1983)。

有关蝗虫的呼吸代谢已有不少报道 (Bodine, 1929; Rogers, 1929; Clarke, 1957)。 60 年代起,蝗虫种群生态能量学研究兴起,许多学者进行了蝗虫呼吸代谢的测定并由此 来估算蝗虫的呼吸能量消耗(如 Smalley, 1960; Wiegert, 1965; Gyllenberg, 1969; Bailey & Mukerji, 1977; Mispagel, 1978 等)。

本文讨论了我国北方草原的优势蝗种狭翅雏蝗 Chorthippus dubius (zub.)的呼吸代谢,并对内蒙古草原三种不同植物群落(冷蒿 Artemisia frigida 群落,羊草 Aneurolepidium chinensis+大针茅 Stipa grandis 群落,羊草+大针茅+冰草 Agropyron michnoi 群落)中狭翅雏蝗的呼吸能量消耗进行了估算,以期为揭示狭翅雏蝗在草原生态系统中的功能提供基础数据,并为蝗虫自然种群的呼吸能量消耗的估算探求合适的方法。

材料与方法

研究地设在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(北纬 $43^{\circ}26'$ — $44^{\circ}08'$, 东经 $116^{\circ}04'$ — $117^{\circ}05'$)。

蝗虫呼吸测定采用红外分析仪与呼吸室联用法。红外 CO, 气体分析 仪 为 日 本 产 HORIBA ASSA-1610型,呼吸室系自行设计,如图 1 所示。

红外 CO, 气体分析仪的原理和操作参见姜恕等(1988)。

试验虫源从野外采集,先在室内禁食适应 24 小时后,选择健康的蝗虫进行测定。根

本文于 1991 年 12 月收到。

^{*} 国家自然科学基金和中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站基金资助项目。 承盛修武先生在仪器使用方面的指导。谨此致谢。

据虫体的大小和仪器的特点,每次测定所用虫数不等,1-5 龄蝻及雄、雌成虫分别为 100、90、50、30、10、5、2 头。设蝻期在 <math>10-30 个,成虫在 5-30 个,以每 5 个为间隔的多组温度

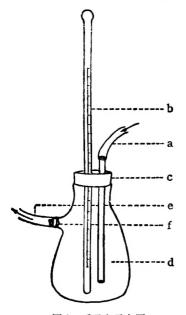


图 1 呼吸室示意图 a. 进气管 b. 温度计 c. 胶塞 d. 抽 滤瓶(100 毫升) e. 出气管 f. 棉花塞

处理。每个发育阶段个体设三个不同日龄的重复; 考虑到雌性成虫的生理变化,特设5个重复。

将蝗虫放入呼吸室,把呼吸室置于水浴中,连通管道,开机,平衡2小时后开始读数。每处理进行2小时,每10分钟读数1次,取平均值。每次更换温度,先间隔(平衡)1小时再读数。试验结束将蝗虫杀死,烘干称取干重。

记录样气与对照之间 CO_2 浓度之差,将之换算成标准状态下的 CO_2 浓度,根据气体的流量计算出单位时间单位体重或单位个体蝗虫的 CO_2 产出量。以 RQ=0.82 (Brody, 1945) 将 CO_2 的产出量换算成耗氧量。

结果与分析

一、狹翅雏蝗的呼吸代谢 在不同温度下,不同发育阶段(成虫分雄雌)的狹翅雏蝗单位个体和单位体重的耗氧量测定结果见表 1。在同样的

温度范围内(15—25℃),平均个体耗氧量(呼吸速率,微升氧气/个·小时),1 龄蝻为2—6 微升氧气/小时,而雌性成虫则为46—230 微升氧气/小时。单位体重耗氧量(代谢速率,微升氧气/毫克干重·小时)的基本趋势是随虫体的生长而减少,随温度的上升而升高。

测定结果表明,狭翅雏蝗的呼吸代谢存在以下特点:

1. 耗氧量与体重:对于活动时期的狭翅雏蝗,在相同的温度下个体耗氧量(Y, 微升氧气/个·小时)与个体干重(X, 毫克)的双对数呈直线趋势。其间关系可以用下式表示:

$$10\%$$
 $\ln Y = -0.061 + 0.775 \ln X
 $r = 0.98, P < 0.01$
 15% $\ln Y = 0.793 + 0.755 \ln X
 $r = 0.98, P < 0.01$
 20% $\ln Y = 1.318 + 0.797 \ln X
 $r = 0.99, P < 0.01$
 25% $\ln Y = 1.712 + 0.845 \ln X
 $r = 0.99, P < 0.01$
 30% $\ln Y = 1.994 + 0.868 \ln X
 $r = 0.99, P < 0.01$$$$$$

不同温度下的斜率 b 值的基本趋势是随温度上升而增大,但在统计上其间差异不显著(P > 0.05)。

2. 温度对呼吸代谢的影响: 作为变温动物,蝗虫的代谢速率明显地受温度的影响(表 1)。 我们用 Y = a + b · t (Krogh, 1915),Y = a · e b · (Van't Hoff, 1884)及 Y = a · $e^{-\mu/K \cdot T}$ (Arrhenius, 1915)(其中 t 为摄氏温度 ∞ , T 为绝对温度 $^{\circ}$ K, Y 为代谢速率即 微升氧气/毫克干重·小时),对不同发育阶段狭翅雏蝗的代谢速率与温度的关系进行了拟合,结果发现除 2、3 龄蝻用直线关系 (Krogh) 较好拟合外,其它发育阶段的 个 体 用

表 1 狭翅雏雏不同没育阶段个体的代谢滋率(做升氧气/毫克干重·小时)和呼吸速率(微升氧气/个·小时)

(p)			野		-	松	Ħ
	ı	11	Ш	ΛI	>	60	0+
			*	選 選	H		
'n	1	-	ı	ı	1	0.255±0.056	0.261±0.049
01	ı	0.813土0.071	0.668±0.072	0.641±0.015	0.477±0.076	0.441±0.136	0.420土0.131
15	2.188	1.963土0.026	1.764土0.198	1.542土0.082	1.094±0.073	0.900土0.290	0.958土0.251
20	3.663	3.302土0.068	3.180±0.148	2.399土0.215	2.279土0.049	1.733±0.107	1.810土0.588
25	6.525	4.830土0.148	4.543±0.052	3.648土0.119	3.273±0.027	3.407±0.313	3.357土0.744
30	1	7.106-0.16	6.104±0.128	5.496土0.135	5.082土0.094	4.478土0.568	4.886±0.497
		掛	吸难	₩			
'n	į	1	1	l	Į.	4.547±1.430	10.129士3.155
10	ı	1.780土0.155	3.033土0.327	4.380土0.097	8.772土1.398	9.266土3.523	25.65±9.96
15	2.042	4.299士0.057	5.205士0.584	10.53±0.562	20.125士1.349	18.644±6.424	45.747±20.988
20	3.397	7.231+0.149	9.382士0.438	16.387±1.467	42.712±0.93	35.77±3.74	96.107土40.928
25	880.9	10.58 土0.324	13.401±0.155	24.911±0.813	61.347±0.507	70.74±12.42	175.114±72.461
30	1	15.562±0.357	18.007±0.379	37.533±0.922	95.234土1.755	93.36±20.82	228.212±37.631

Arrhenius 方程表达更为合适(表 2)。而呼吸速率,除 2 龄蝻是直线关系外,其它发育阶段用 Arrhenius 方程表达较好。

不同发育阶段的狭翅雏蝗代谢速率的 Q_{10} 值见表 3,可见其 Q_{10} 值在 1.92 至 4.84 之间,在 Menhinick (1967) 报道的 1.6-5.1 的范围内。从表 3 中还可看出在低温区(10—20 \mathbb{C}) Q_{10} 值较大(平均 4.29),高温区(20—30 \mathbb{C}) Q_{10} 值小(2.28)。在 10-30 \mathbb{C} 时, Q_{10} 的平均值为 3.14,比一般所说的 $Q_{10}=2$ 要大。经用新复极差(LSR)检验看出,狭翅雏蝗的 Q_{10} 存在两个趋势:(1)在同一温区,狭翅雏蝗不同发育阶段间差异不显著 (P>0.05);(2)相同发育阶段 Q_{10} 值随温度上升而减小 (P<0.01),这与 Mispagel(1978)的研究结果 相一致。

发育期	方 程	n	<i>r</i>
	代谢速率与温度		
1 除輔	$1nY = 33.154 - 9.32 \times 1/T \times 10^{3}$	9	-0.98
2 龄蝻	Y = -2.585 + 0.310t	15	0.99
3 龄蝻	Y = -2.208 + 0.273t	15	0.99
4 龄螭	$\ln Y = 32.269 - 9.228 \times 1/T \times 10^3$	26	-0.99
5 龄蝻	$\ln Y = 34.053 - 9.79 \times 1/T \times 10^3$	15	-0.99
雄成虫	$\ln Y = 36.612 - 100.59 \times 1/T \times 10^{3}$	18	-0.98
雌成虫	$lnY = 37.595 - 10.872 \times 1/T \times 10^{3}$	31	-0.96
	呼吸速率与温度		
1 餘輔	$\ln Y = 31.347 - 8.836 \times 1/T \times 10^3$	9	-0.97
2 龄蝻	Y = -5.664 + 0.678t	15	0.99
3 餘輔	$1nY = 28.677 - 7.785 \times 1/T \times 10^3$	15	-0.99
4 龄婻	$lnY = 34.685 - 9.359 \times 1/T \times 10^{3}$	26	-0.98
5 餘蝻	$1nY = 38.260 - 10.174 \times 1/T \times 10^{3}$	15	-0.98
雄成虫	$1nY = 39.95 - 10.955 \times 1/T \times 10^3$	18	-0.97
雌成虫	$lnY = 41.674 - 10.955 \times 1/T \times 10^3$	31	-0.92

表 2 耗量最与温度的回归分析*

^{* :}表示摄氏温度℃, T 为绝对温度(°K)。

温度范围		蝗		蝻		成	虫	平均
(°c)	I	П	111	IV	V	o ⁷ ¹	\$	
10—20 15—25 20—30	2.98	4.08 2.46 2.09	4.78 2.60 1.92	3.74 2.37 2.14	4.84 3.00 2.23	4.18 3.08 2.58	4.14 3.50 2.69	4.29 2.85 2.28
10-30		2.96	3.03	2.87	3.28	3.27	3.41	3.14

表 3 狭翅雏螅不同发育阶段的 Q.a.值

3. 光暗条件对狭翅雏蝗呼吸代谢的影响: Phillipson (1966) 曾提醒人们注意 昆虫可能存在的代谢速率的昼夜变动节律。本研究测定了狭翅雏蝗 4 龄蝻在 20° C 在 12-14时与 22-24时的代谢速率,发现两者之间无显著差异 (P>0.1),见表 4。说明狭翅雏蝗的呼吸代谢不表现明显的昼夜节律。因此,我们推测蝗虫夜间呼吸主要受温度的影响,而与黑暗无关,在进行野外自然种群的呼吸能量消耗估算中,可不考虑光照的影响。

—————————————————————————————————————	代谢速率(微升氧气/毫克干重・小时)	'n	1 检验
12—14时	2.399±0.215	3	P> 0.1
22—24时	2.095±0.145		P>0.1

表 4 狭翅雏螅代谢速率的昼夜比较 (4 龄蟾,20℃)

二、内蒙古草原三种不同植物群落中狭翅雏蝗种群的呼吸能量消耗及其 季 节 动 态 蝗虫种群的耗氧量我们提出如下计算公式:

$$R = R_m \times 2.58$$

$$R_m = \sum_{k=1}^{n} \sum_{i=1}^{7} R_{ik} \cdot W_k \cdot N_{ik} \cdot D_i$$

- 其中, R_{ik} 为取样区间 (i-1 至 i),k 阶段个体的平均单位体重日耗氧量,由该阶段 个体代谢速率与温度的关系,用取样区间的日平均温度计算而得。
 - W, 为 k 阶段个体的平均体重(毫克,干重)。
 - N_{ik} 为取样区间 $(i-1 \, \Xi \, i)$, k 阶段个体的平均个数。
 - D_i 为取样区间的间隔天数(天)。
 - k 为个体所处发育阶段(1-5 龄蝻 k-1-5,雄成虫 k-6,雌成虫 k-7)。
 - ; 为取样时间(序号)。
 - 2.58 为 Wightman 系数 (Wightman, 1981)。

根据狭翅雏蝗呼吸代谢的测定结果,结合在内蒙古草原三种不同植物群落中狭翅雏蝗的种群数据(邱星辉、李鸿昌,1993)和当地气象资料(定位站气象哨提供),由上述公式可以算得不同植物群落中狭雏蝗自然种群全年的耗氧量,再用氧卡系数(20.22 焦耳/毫升氧气,Brody,1945)将之换算成能量,其计算结果见表5。

发育期		蝗	蝻 (虫龄)		成	独	总计
植物群落	1	II	III	IV	v	σ ^η	\$	(S.1)
冷嵩	0.35	0.30	0.78	0.58	1.03	0.40	0.56	3.99
羊 草 +大针茅 +冰 草	0.29	0.31	0.69	0.69	1.22	0.61	0.85	4.65
羊 草 +大针茅 平 均	0.11	0.13	0.27	0.38	0.67	0.27	0.52	2.33

表 5 狭翅雏蝗种群的呼吸能量消耗 (千焦/米°·年)

从表 5 可以看到:不同发育阶段的个体呼吸能量消耗占总呼吸能量消耗的比例是随 虫体的生长发育而增大,在冷蒿群落是波动中递增。比较不同群落的结果可以看出:对 1—3 龄蝻,种群呼吸能量消耗值的顺序是冷蒿群落>羊草十大针茅十冰草群落>羊草十 大针茅群落;而对 3 龄以后的个体其顺序则变为羊草十大针茅十冰草群落>冷蒿群落> 羊草+大针茅群落。总的结果是羊草+大针茅+冰草群落(4.65 千焦/米²) > 冷萬群 落(3.99 千焦/米²)>羊草+大针茅群落(2.33 千焦/米²)。在三种不同植物群落中的狭 翅 雏蝗种群呼吸能量消耗大小的决定因素是种群的数量和年龄结构。

狭翅雏蝗自然种群呼吸能量消耗的季节动态见图 2。 从中可以看到: 冷蒿群落中的种群能量消耗值波动很大; 在羊草十大针茅群落及羊草十大针茅十冰草群落的值比较平稳。三种植物群落中翅雏蝗种群的呼吸能量消耗的高峰值均出现在种群发生中期(8月份)。

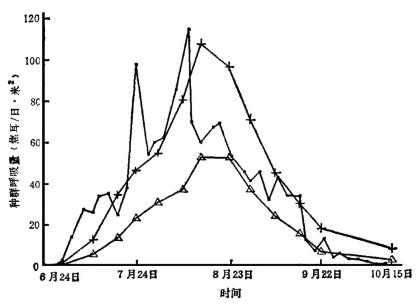


图 2 三种不同植物群落中狭翅雏蠟种群呼吸能量消耗的季节变动 (各点的值为取样区间的平均值) ー・一冷嵩群落 ー*ー羊草+大针茅+冰草群落 ームー羊草+大针茅群落

讨 论

一、**关于蝗虫的呼吸代谢** 昆虫的呼吸代谢是昆虫生理学家和生态能量学家感兴趣的课题,大量的工作投入在呼吸代谢与体重的关系以及温度对呼吸代谢的影响的研究中。

蝗虫的呼吸速率(Y)与体重(X)的关系可以用 Y = aX^b 来拟合。其中 b 值并不一定是"表面积定律"的 0.67,取决于动物种类、发育阶段以及测定条件的不同。但公式 Y = aX^b 具有普遍意义 (Brody, 1945; Albert, 1983 等);对于蝗虫,b 值一般在 0.55 (Mispagel, 1978) 至 0.86 (Mispagel, 1978)之间。Van Hook (1971) 对黑蝗 Melanoplus 在 20 个下的研究结果出现 b > 1 的情况。狭翅雏蝗的 b 值变动在 0.75—0.87,这与多数 蝗虫的结果相似。

昆虫的代谢速率随温度上升而增大是一个普遍的规律(Keister 等,1964;吴坤君等,1984)。对不同昆虫,其代谢速率的温度效应是不同的,即使同一种昆虫的不同发育阶段个体呈现的规律也不尽相同,因此在进行代谢速率与温度关系的分析时,应注意不同发育时期的蝗虫个体可以有不同的最佳函数关系。温度对代谢速率的效应已有不少理论解释

(Sharpe 等,1977; 王智翔等,1989),对其实质的认识,还须从细胞或亚细胞水平上进行 (Keister 等,1964)。

二、关于自然种群呼吸能量消耗 R 的估算 R 的估算存在两种不同的做 法: (1)主 张直接由呼吸计测定的结果 而 推 算 (Bailey 等, 1973; Smalley, 1960; Wiegert, 1965 等); (2)主张从取食量的估测结果由 R = C - P - FU 来间接获得(Odum 等, 1962; Kohler, 1987 等)。由于代谢速率测定的便利,利用呼吸计测定结果来估算自然种群的呼 吸能量消耗的方法应用得越来越广。但由于影响代谢速率的因素很多(Keister 等,1964; Grodzinski 等,1975; McEvoy, 1985 等), 对其可行性一直意见不一(Odum 等,1962; Wiegert, 1965; Wight-man, 1977; 1981; A gren 和 Axelsson, 1980; McEvoy, 1985 等)。 作者赞同通过主要因子对代谢速率效应的定量研究来对结果进行校正的方 法。 必 须 指 出,虽然已有不少人提出过对种群呼吸能量消耗的"最佳估算"(如 Paillipson, 1970)以 及其它的改进的计算方法(如 Agren 等,1980), 但因自然环境条件的复杂而多变, 用现 今采用的方法要准确地反映种群呼吸能量的实际消耗是不可能的。 本文采用 按 年 龄 分 组,逐组计算的方法(与 Mispagel, 1978 接近),是可行的。由于温度数据的不足,采用取 样区间的日平均温度,没有考虑波动温度对代谢速率的影响,其结果可能造成 R 值的低估 (Albert, 1983)。 因未能测定蝗虫的呼吸商,对蝗虫在不同植物群落中的食物结构也不清 楚,仅以 RQ = 0.82 将 CO_2 产出量换算成耗氧量,也会给结果带来误差。考虑到呼吸室 的"长颈瓶效应",我们除用温度外还采用了 Wightman (1981) 建议的系数对结果进行校 正,这与由 R = C - P - FU 算得的结果有较好的一致性。

参 考 文 献

王智翔、陈永林 1989 变温促进昆虫发育的酶学解释。生态学报 9(2): 106—13。

吴坤君、龚佩瑜 1984 棉铃虫的呼吸代谢。昆虫学报 27(2): 128-33。

姜恕等编 1988 草地生态研究方法。301 页。农业出版社。

邱星辉、李鸿昌 1993 草原生态系统狭翅雏蝗种群的能量动态。生态学报 13(1): 1-8。

Agren, G. H. & B. Axelsson 1980 Population respiration: a theoretical approach. Ecol. Model. 11:39-54.

Albert, A. M. 1983 Estimation of oxygen consumption of lithobiid field populations from laboratory experiments. Oecologia (Berl.) 56:280-291.

Bailey, C. G. & M. K. Mukerji 1977 Energy dynamics of Melanoplus bivittatus and Melanoplus femurrurum (Orthoptera: Acrididae) in a grassland ecosystem. Can. Entomol. 109: 605-14.

Bailey, C. G. & P. W. Riegert 1973 Energy dynamics of Encoptolophus sordidus costalis (Scudder) (Orthoptera: Acrididae) in a grassland ecosystem. Can. J. Zool. 51(1):91-10.

Bodine, J. H. 1929 Metabolism, egg. Physiol. Zool. 2:459-482.

Brody, S. 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold Publ. Corp. New York. 1023P.

Clarke, K. U. 1957 The relationship of oxygen consumptions to age and weight during the postembryomic growth of Locusta migratoria L. J. Exper. Biol. 34:29-41.

Gyllenberg, G. 1969 The energy flow through a Chorthippus parallelus (Zelt) (Orthoptera) population on a meadow in Tvarminne, Finland. Acta. Zool. Fennica 123:1-74.

Grodzinski, W. et al. 1975 Methods for Ecological Bioenergetics. Blackwells, Oxford.

Keister, M. et al. 1964 Respiration-Some exogenous and endogenous effects on rate of respiration. pp. 617—658 In: Physiology of Insects (M. Rockstein, ed.). Academic Press. New York.

Kohler, G. et al 1987 Ecological energetics of Central European grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). Oecologia (Berlin) 74:112-21.

MoEvoy, P. B. 1985 Balancing insect energy budgets. Oecologia (Berl.) 66:154-6.

Menhinick, E. F. 1967 Structure, stability and energy flow in plants and arthropods in a series.

- lespedeza stand. Ecol. Monogr. 37:255-72.
- Mispagel, M. E. 1978 The ecology and bioencrgetics of the acridid grasshopper, Bootestix punctatus on creosothbush, Larrea tridentata, in the northern Mojave Desert. Ecology 59: 779-88.
- Odum, E. P. et al. 1962 Population energy flow of three primary consumer components of old field ecosystems. *Ecology* 43: 88-96.
- Phillipson, J. 1966 Ecological energetics. E. Arnold Publ., Lonodn. 57p.
- Phillipson, J. 1970 The best estimate of respiratory metabolism: its applicability to field situations. Pol. Arch. Hydrobiol. 17:31-41.
- Rogers, E. 1929 The effect of temperature on the oxygen consumption of an insect Melanoplus differentialis. Physiol. Zool. 2(2): 275-83.
- Sharpe, P. J. H. & D.W. DeMiehele 1977 Reaction kinetics of poikilotherm development. J. Theor. Biol. 64: 649-70.
- Smalley, A. E. 1960 Energy flow of a salt marsh grasshopper population. Ecology 41:672-7.
- Van Hook, R. J. Jr. 1971 Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem. Ecol. Monogr. 41:1-26.
- Wiegert, R. G. 1965 Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems. Oikos 16: 161-76.
- Wiegert, R.G. & C.E. Petersen 1983 Energy transfer in insects. Ann. Rev. Entomol. 28:455-86.
- Wightman, J. A. 1977 Respiratory techniques for terrestrial invertebrate and their application to energetics studies. New Zealand Journal of Zoology 4:453—69.
- Wightman, J. A. 1981 Why insect energy budgets do not balance? Oecologia (Berl.) 50:166-9.

RESPIRATORY METABOLISM AND POPULATION ENERGY EXPENDITURE OF GRASSHOPPER CHORTHIPPUS DUBIUS(ZUB.)

QIU XING-HUI LI HONG-CHANG (Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing 100080)

YANG ZONG-GUI
(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044)

Respiration rates of Chorthippus dubius (Zub.) were determined by use of an infrared carbon dioxide analyzer at different temperatures. All 5 nymphal instars and both sexes of adult were investigated. Results of regression analyses of dry body weights vs. oxygen consumption at 10—30°C gave slope values ranging from 0.75 to 0.87. Regression analyses of oxygen consumption rates per unit of body weight showed that Krogh's formula could be applied to the nymphs in second or third instars and Arrhenius' equation at the other stages. No statistically significant difference in diurnal and nocturnal respiration rates at the same temperature was observed.

According to the regression equations between oxygen consumption and temperature, coupled with the observations of population biomass and mean ambient air temperature, we computed the oxygen consumption by the relative population in the three plant communities. The Wightman's coefficient of 2.58 was adopted to correct the population oxygen consumption value, considering the difference of respiration of the animal in the laboratory and in the field. An oxycaloric coefficient of 20.22 (J./ml) was used to convert the oxygen consumption to calories. This resulted in the population respiration of 4.65KJ in the Aneurolepidium chinense + Stipa grandis + Agropyron michnoi community, 3.99KJ in the Artemisia frigida community and 2.33KJ in the Aneurolepidium chinensis community.

Key words Chorthippus dubius—respiratory metabolism—energy expendi-